



УДК: 517.9, 574.34
MSC 2010: 37G35

Мультистабильность в моделях динамики миграционно-связанных популяций с возрастной структурой

М. П. Кулаков, Г. П. Неверова, Е. Я. Фрисман

Изучается модель двух популяций с возрастной структурой, представляющая собой две идентичные связанные системы отображений, в которых наблюдаются бифуркации Неймарка – Сакера и удвоения периода. Обнаружена «бистабильность» динамических режимов: одновременное существование устойчивой нетривиальной неподвижной точки и устойчивого цикла периода 3. Изучены механизмы потери устойчивости и формирования сложной иерархии мультистабильных состояний рассматриваемой модели.

Ключевые слова: метапопуляция, отображения, мультистабильность, синхронизация, бассейн притяжения

1. Введение

В математической популяционной биологии хорошо изучены особенности динамики локальных изолированных популяций, описываемых моделями с непрерывным и дискретным временем. Колебания численности таких популяций объясняются обычно процессами саморегуляции, связанными с плотностно-зависимым лимитированием роста численности, периодическим характером воздействия внешних факторов, межвидовыми взаимодействиями, сложным половозрастным составом и др. [1–8].

Получено 29 апреля 2014 года
После доработки 23 октября 2014 года

Исследование выполнено при финансовой поддержке Комплексной программы фундаментальных исследований «Дальний Восток» и РФФИ в рамках научного проекта № 14-01-31443 мол_а.

Кулаков Матвей Павлович
k_matvey@mail.ru
Неверова Галина Петровна
galina.nev@gmail.com
Фрисман Ефим Яковлевич
frisman@mail.ru

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН
679016, г. Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, д. 4

Реальные биологические популяции, как правило, пространственно распределены по своему ареалу, представлены взаимодействующими локальными группами особей, обменивающимися мигрантами, и образуют так называемые метапопуляции [9]. Механизмы формирования периодической и нерегулярной динамики в этом случае оказываются существенно сложнее, чем для отдельной изолированной популяции, и в большей степени определяются географической структурой ареала и миграционным взаимодействием.

В качестве одной из моделей динамики пространственно распределенных популяций может использоваться система связанных отображений. В частности, если локальные взаимосвязанные популяции имеют простую возрастную структуру, то пространственная динамика всего сообщества может быть описана системой связанных логистических отображений [10–15]. Примером такой метапопуляции является совокупность субпопуляций с непересекающимися поколениями, особи которых совершают сезонные миграции на сопредельные территории.

Следует отметить, что динамика метапопуляции описывается обобщенной системой из связанных систем отображений, если ее локальные популяции имеют сложное внутреннее устройство, например, состоят из нескольких возрастных классов [1, 3, 4, 6, 16]. В этом случае локальной динамике соответствует система отображений, учитывающая особенности субпопуляции, а миграционная связь описывается путем добавления аддитивных членов к правым частям уравнений [5, 17].

В данной работе рассматривается достаточно простой случай, когда метапопуляция представляет собой две идентичные миграционно-связанные двухвозрастные популяции (т.е. популяция состоит из двух групп: младшей и старшей) с плотностной регуляцией рождаемости и сезонным характером размножения. В этом случае для описания динамики двух двухвозрастных несвязанных локальных популяций будет использована совокупность двух двумерных нелинейных систем отображений, демонстрирующих бифуркации Неймарка–Сакера и удвоения периода. Рассматривается случай, когда миграция наблюдается лишь у старшего возрастного класса, которая в модельных уравнениях описывается симметричной связью между уравнениями, характеризующими их динамику. В рамках данного модельного подхода исследуются механизмы усложнения динамики численности такой метапопуляции, а также изучаются условия, приводящие к синхронизации и десинхронизации динамики субпопуляций. Оказалось, что, несмотря на симметричную миграционную связь и идентичные популяционные параметры, на сопредельных территориях возможно формирование циклов как с различными амплитудами, так и с разными периодами и фазами колебаний.

2. Уравнения динамики численности

В основе предлагаемой модели лежат уравнения, достаточно подробно исследованные в предшествующих работах [1, 4]. Предполагается, что каждая локальная популяция к началу очередного сезона размножения может быть представлена совокупностью двух возрастных классов: младшего и старшего. Младший состоит из неполовозрелых особей, включая новорожденных, а старший — из половозрелых особей, участвующих в процессе размножения. Считается, что за один сезон все особи из младшего класса достигают половозрелости и переходят в старший. Процесс рождаемости зависит от численности (плотности) как младшего, так и старшего возрастного класса, то есть осуществляется плотностно-зависимая регуляция рождаемости. Таким образом, при отсутствии прочих факторов, динамика

численности возрастных групп каждой субпопуляции в пределах одного локального местообитания может быть описана системой отображений:

$$\begin{cases} x_{n+1} = a(x_n, y_n)y_n, \\ y_{n+1} = sx_n + vy_n, \end{cases}$$

где x_n и y_n — численность младшего и старшего возрастных классов в n -й сезон размножения, s и v — коэффициенты выживаемости соответствующих возрастных групп. Функция $a(x, y)$ характеризует зависимость рождаемости особей от плотности популяции. В соответствии с биологическим содержанием рассматриваемой задачи, все коэффициенты модели неотрицательны, а функция $a(x, y)$ монотонно убывает до нуля с ростом своих аргументов и принимает положительные значения на всей области определения [2, 4].

Продолжая идеи цитируемых работ, выберем функцию $a(x, y)$ по аналогии с моделью Рикера $a(x, y) = a \cdot e^{-\alpha x - \beta y}$, где a — максимальный коэффициент рождаемости (репродуктивный потенциал особей в условиях неограниченности ресурсов), α и β характеризуют воздействие соответствующего возрастного класса на процесс снижения рождаемости (вследствие механизмов плотностной регуляции). При замене переменных $\beta x \rightarrow x$ и $\beta y \rightarrow y$ данная модель приобретает следующий вид:

$$\begin{cases} x_{n+1} = ay_n \exp(-\gamma x_n - y_n), \\ y_{n+1} = sx_n + vy_n, \end{cases} \quad (2.1)$$

где параметр $\gamma = \alpha/\beta$ выражает долю воздействия соответствующего возрастного класса на плотностное лимитирование рождаемости.

Предположим теперь, что особи метапопуляции заселяют два идентичных местообитания и в каждом находится по субпопуляции, динамика численности которых в отсутствие миграционного взаимодействия может быть описана системой (2.1). Пусть наиболее подвижной частью популяции является старший возрастной класс (y), особи которого один раз в сезон совершают миграционное перемещение из одного местообитания в другое. Будем считать, что количество мигрантов составляет постоянную долю (m) от численности (плотности) старшего возрастного класса в том местообитании, откуда идут мигранты. Предполагается, что гибель особей в процессе миграции неявно входит в общую смертность.

Естественно, что миграционное взаимодействие между локальными популяциями может реализовываться разными способами [18]. Первый заключается в том, что особи мигрируют в промежутках между сезонами размножения. Эмигранты при этом ничем не отличаются от местных особей и сразу начинают участвовать в процессе размножения, независимо от того, когда происходило расселение — до периода размножения либо после него. Подобный вид связи способствует выравниванию мгновенных численностей каждой из локальных популяций и обычно называется диссипативным. При втором типе миграционного взаимодействия особи мигрируют из одной локальной популяции в другую в обход процессов размножения и гибели. Эмигранты в этом случае начинают участвовать в размножении в следующем сезоне. Подобный вид связи называется инерциальным и характерен для популяций, в которых лишь наиболее оседлые особи (кто не мигрировал в этом сезоне) принимают участие в размножении. Наиболее подвижной частью сообщества при этом является, например, молодняк, который после переселения на другую территорию начинает участвовать в размножении только в следующем сезоне. Третий вид миграционной связи может выражаться в комбинации двух первых.

Будем считать, что внутри метопуляции мигрируют только особи старшего возрастного класса и лишь по первому сценарию, тогда уравнения пространственной динамики двух идентичных миграционно-связанных двухвозрастных популяций с плотностной регуляцией рождаемости имеют вид

$$\begin{cases} x_{n+1}^{(1)} = ay_n^{(1)} \exp(-\gamma x_n^{(1)} - y_n^{(1)}), \\ y_{n+1}^{(1)} = sx_n^{(1)} + vy_n^{(1)}(1-m) + vy_n^{(2)}m, \\ x_{n+1}^{(2)} = ay_n^{(2)} \exp(-\gamma x_n^{(2)} - y_n^{(2)}), \\ y_{n+1}^{(2)} = sx_n^{(2)} + vy_n^{(2)}(1-m) + vy_n^{(1)}m, \end{cases} \quad (2.2)$$

где $x_n^{(1)}$ и $y_n^{(1)}$, $x_n^{(2)}$ и $y_n^{(2)}$ — численности неполовозрелого и половозрелого возрастных классов в первой и второй субпопуляциях соответственно, m — коэффициент миграции репродуктивных классов популяций, который, очевидно, неотрицателен и не больше единицы.

3. Границы области устойчивости и возможные бифуркации

Система (2.2) имеет единственную ненулевую неподвижную точку с положительными координатами, которая совпадает с аналогичной точкой уравнений (2.1):

$$\begin{aligned} \bar{x} = \bar{x}^{(1)} = \bar{x}^{(2)} &= \frac{1-v}{s(b-vb+1)} \ln \frac{r}{1-v}, \\ \bar{y} = \bar{y}^{(1)} = \bar{y}^{(2)} &= \frac{1}{b-vb+1} \ln \frac{r}{1-v}, \end{aligned} \quad (3.1)$$

где коэффициент $b = \gamma/s$ интерпретируется как относительный вклад младшей возрастной группы в лимитирование процесса рождаемости. Параметры a и s генерализуются до параметра $r = a \cdot s$, который характеризует репродуктивный потенциал популяции. Таким образом, динамика двух идентичных миграционно-связанных двухвозрастных популяций может быть описана моделью (2.2) с четырьмя независимыми параметрами: тремя, характеризующими рост локальной популяции (r , s и v или r , b и v), и одним — миграцию (m).

Характеристический многочлен системы (2.2) в нетривиальной неподвижной точке (3.1) представим в виде

$$P(\lambda) = P_0(\lambda) \cdot P_1(\lambda) = (\lambda^2 - \text{tr } J_0 \lambda + \det J_0) \cdot (\lambda^2 - \text{tr } J_1 \lambda + \det J_1),$$

где

$$J_0 = \begin{pmatrix} -\gamma \bar{x} & \frac{1-v}{s} - \bar{x} \\ s & v \end{pmatrix}, \quad J_1 = \begin{pmatrix} -\gamma \bar{x} & \frac{1-v}{s} - \bar{x} \\ s & v(1-2m) \end{pmatrix}.$$

Первая матрица J_0 — матрица Якоби системы (2.1) в точке (3.1), то есть это матрица возмущения в стационарной точке исходной системы без учета миграции, а J_1 — матрица Якоби системы аналогичной (2.1), но с более низким значением коэффициента выживаемости старшего возрастного класса, равным $v(1-2m)$. Соответственно, область устойчивости

ненулевой неподвижной точки ограничена следующими поверхностями:

$$\begin{aligned} SN: r &= 1 - v, & SN_m: r &= (1 - v) \exp \left(\frac{2mv(b - bv + 1)}{(1 - v)(bv(1 - 2m) - 1 + b)} \right), \\ PD: r &= (1 - v) \exp \left(\frac{2v(b - bv + 1)}{(1 - v)(bv - 1 + b)} \right), & PD_m: r &= (1 - v) \exp \left(\frac{2v(1 - m)(b - bv + 1)}{(1 - v)(bv(1 - 2m) - 1 + b)} \right), \\ NS: r &= (1 - v) \exp \left(\frac{(2 - v)(b - bv + 1)}{(1 - v)(1 - bv)} \right), & NS_m: r &= (1 - v) \exp \left(\frac{(2 - v)(b - bv + 1)}{(1 - v)(1 - bv(1 - 2m))} \right). \end{aligned} \quad (3.2)$$

Поверхности SN , PD и NS соответствуют $P_0(1) = 0$, $P_0(-1) = 0$ и $P_0(e^{\pm i\varphi}) = 0$, то есть являются бифуркационными границами системы (2.1) или системы (2.2) при $m = 0$.

Поверхности SN_m , PD_m и NS_m соответствуют $P_1(1) = 0$, $P_1(-1) = 0$ и $P_1(e^{\pm i\varphi}) = 0$ ($|e^{\pm i\varphi}| = 1$, $\varphi \neq 2\pi k$, $k = 0, 1, 2, \dots$). Появление этих границ обусловлено наличием миграционной связи; при уменьшении силы связи m они сближаются с SN , PD и NS , а при $m = 0$ они полностью совпадают с ними. Следует отметить, что граница SN совпадает с границей области устойчивости тривиальной неподвижной точки $\bar{x}^{(1)} = \bar{x}^{(2)} = \bar{y}^{(1)} = \bar{y}^{(2)} = 0$.

Несложно заметить, что для системы (2.2) бифуркационными параметрами являются коэффициенты r , b и v , характеризующие рост локальной популяции, и коэффициент m , характеризующий миграцию. Вследствие замен $b = \gamma/s$ и $r = a \cdot s$, а также того факта, что $\bar{x}/\bar{y} = s(1 - v)^{-1}$, коэффициент s , по сути, является масштабным множителем и не является бифуркационным, поэтому ограничим дальнейшие расчеты одним его фиксированным значением $s = 0.5$.

Рассмотрим трансформацию границ возможных бифуркаций системы (2.2). Для этого проследим взаимное расположение проекций двумерных срезов поверхностей (3.2) на плоскость параметров (v, r) при вариации коэффициентов b и m (рис. 1). Как уже было указано, $SN_m \rightarrow SN$, $PD_m \rightarrow PD$ и $NS_m \rightarrow NS$ при $m \rightarrow 0$, причем относительно монотонно. Поэтому без нарушения общности можно зафиксировать параметр миграции, а его рост будет либо расширять, либо сужать область устойчивости (рис. 1).

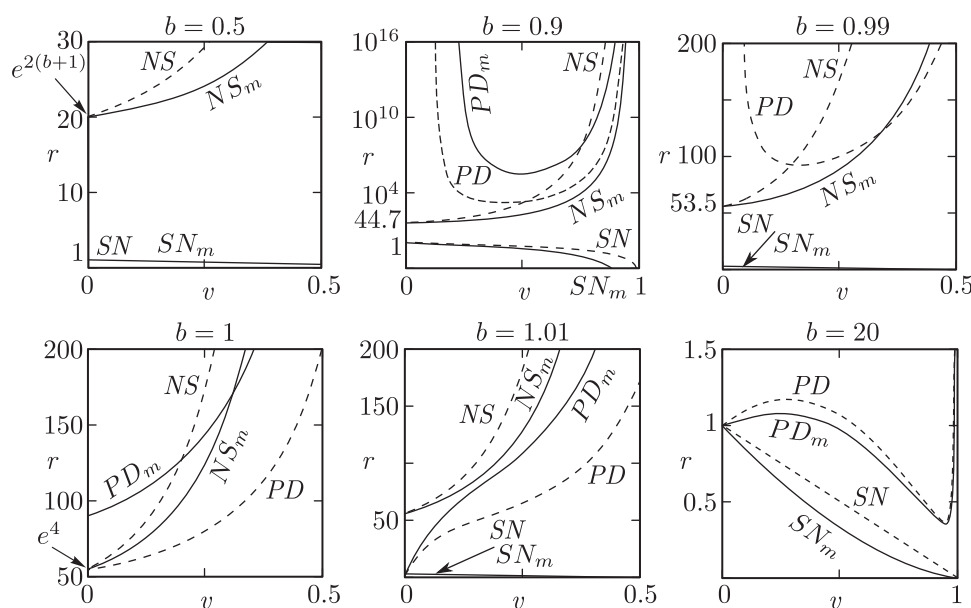


Рис. 1. Бифуркационные линии системы (2.2) при различных значениях параметра b и $m = 0.2$.

Легко проверить, что кривые NS и NS_m всегда имеют точку пересечения $(0, e^{2(b+1)})$, которая соответствует двойной бифуркации Неймарка – Сакера. В работе [2] показано, что кривая PD пересекается с NS только при $3/4 < b < 1$, однако введение миграционной связи немного трансформирует этот интервал: с ростом m растет ее нижний (\underline{b}_m) и верхний предел (\overline{b}_m). Слева от этого модифицированного интервала ($0 \leq b \leq \underline{b}_m$), когда ни PD и NS , ни SN_m и NS_m не имеют точек пересечения, потеря устойчивости может идти лишь по сценарию Неймарка – Сакера и, следовательно, сопровождается появлением предельной инвариантной кривой. Внутри этого интервала ($\underline{b}_m < b < \overline{b}_m$) возможны различные варианты пересечения бифуркационных линий, и потеря устойчивости может происходить в результате бифуркаций Неймарка – Сакера, флип-бифуркаций Неймарка – Сакера и удвоения периода [19]. Справа от этой области ($b > \overline{b}_m$) возможна лишь бифуркация удвоения периода и бифуркация типа фолд-флип при $v = 0$ и $r = 1$. Касательная бифуркация (линии SN и SN_m) во всех случаях приводит к полному разрушению ненулевого состояния равновесия (3.1) и к тому, что нулевое равновесие становится устойчивым.

4. Цикл периода 3, мультистабильность, бассейны притяжения

Как правило, исследование систем большой размерности на локальную устойчивость стационарных решений вызывает определенные трудности. В частности, возникают сложности при поиске области притяжения ненулевой неподвижной точки на базе бифуркационных линий и знаков мультипликаторов. Следовательно, для полноты исследования возникающих динамических режимов необходимо использовать численные методы, направленные, в частности, на построение карт динамических режимов и бассейнов притяжения аттракторов.

В рамках данной работы для упрощения исследования системы большой размерности (2.2) рассмотрим ее динамические режимы в следующих подпространствах фазового пространства:

1) полуплоскость $S_1: \{x^{(1)} = x^{(2)} \geq 0, y^{(1)} = y^{(2)} \geq 0\}$. Здесь реализуется полностью синхронная динамика между одними и теми же возрастными классами в разных частях метапопуляции;

2) полуплоскость $S_2: \{x^{(1)} = y^{(1)}(1 - v)/s \geq 0, x^{(2)} = y^{(2)}(1 - v)/s \geq 0\}$. Данная область фазового пространства соответствует режиму динамики численности локальных популяций, имеющих различные фиксированные начальные фазы, а полная синхронизация между субпопуляциями является частным случаем.

В ходе построения бассейнов притяжения модели (2.2) обнаружилось, что в системе, помимо единственной нетривиальной неподвижной точки, возможно существование устойчивого цикла периода 3 (или 3-цикла), возникающего в результате касательной бифуркации. Следует отметить, что область значений параметров модели, при которых существует устойчивый 3-цикл, пересекается с областью существования и устойчивости ненулевой неподвижной точки. Таким образом, оба эти режима возможны одновременно и реализуются в зависимости от начальной точки итерирования.

Рассмотрим механизмы возникновения нескольких режимов в данной модели. Для этого проследим бифуркацию, приводящую к появлению цикла периода 3. Рассмотрим систе-

му (2.2) как отображение точек на плоскости в себя:

$$\begin{pmatrix} x_{n+1}^{(1)} \\ y_{n+1}^{(1)} \\ x_{n+1}^{(2)} \\ y_{n+1}^{(2)} \end{pmatrix} = F \begin{pmatrix} x_n^{(1)} \\ y_n^{(1)} \\ x_n^{(2)} \\ y_n^{(2)} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} ay_n^{(1)} \exp(-\gamma x_n^{(1)} - y_n^{(1)}) \\ sx_n^{(1)} + vy_n^{(1)}(1-m) + vy_n^{(2)}m \\ ay_n^{(2)} \exp(-\gamma x_n^{(2)} - y_n^{(2)}) \\ sx_n^{(2)} + vy_n^{(2)}(1-m) + vy_n^{(1)}m \end{pmatrix}. \quad (4.1)$$

Соответственно, оператор (4.1), примененный трижды, имеет вид

$$\begin{pmatrix} x_{n+3}^{(1)} \\ y_{n+3}^{(1)} \\ x_{n+3}^{(2)} \\ y_{n+3}^{(2)} \end{pmatrix} = G \begin{pmatrix} x_n^{(1)} \\ y_n^{(1)} \\ x_n^{(2)} \\ y_n^{(2)} \end{pmatrix} = F \left(F \left(F \begin{pmatrix} x_n^{(1)} \\ y_n^{(1)} \\ x_n^{(2)} \\ y_n^{(2)} \end{pmatrix} \right) \right). \quad (4.2)$$

Отображение (4.2) переводит плоскость в себя и при любых значениях коэффициентов имеет в качестве неподвижной точки неподвижные (периодические) точки исходного отображения F , в частности точку (3.1). Следует отметить, что все неподвижные точки оператора (4.2) являются решениями следующей системы:

$$\begin{pmatrix} \bar{x}^{(1)} \\ \bar{y}^{(1)} \\ \bar{x}^{(2)} \\ \bar{y}^{(2)} \end{pmatrix} = G \begin{pmatrix} \bar{x}^{(1)} \\ \bar{y}^{(1)} \\ \bar{x}^{(2)} \\ \bar{y}^{(2)} \end{pmatrix} \quad \text{или} \quad \begin{cases} \bar{x}^{(1)} = G_1(\bar{x}^{(1)}, \bar{y}^{(1)}, \bar{x}^{(2)}, \bar{y}^{(2)}), \\ \bar{y}^{(1)} = G_2(\bar{x}^{(1)}, \bar{y}^{(1)}, \bar{x}^{(2)}, \bar{y}^{(2)}), \\ \bar{x}^{(2)} = G_3(\bar{x}^{(1)}, \bar{y}^{(1)}, \bar{x}^{(2)}, \bar{y}^{(2)}), \\ \bar{y}^{(2)} = G_4(\bar{x}^{(1)}, \bar{y}^{(1)}, \bar{x}^{(2)}, \bar{y}^{(2)}). \end{cases} \quad (4.3)$$

Несложно показать, что при определенных значениях параметров система (4.3) имеет своим решением точки, соответствующие 3-циклу исходной системы (4.2). На рисунках 2а, б нанесены линии, являющиеся пересечением поверхностей $\bar{x}^{(1)} = G_1(\bar{x}^{(1)}, \bar{y}^{(1)}, \bar{x}^{(2)}, \bar{y}^{(2)})$, $\bar{y}^{(1)} = G_2(\bar{x}^{(1)}, \bar{y}^{(1)}, \bar{x}^{(2)}, \bar{y}^{(2)})$ и полуплоскости S_1 , которые совпадают с аналогичными линиями для $\bar{x}^{(2)} = G_3(\bar{x}^{(1)}, \bar{y}^{(1)}, \bar{x}^{(2)}, \bar{y}^{(2)})$ и $\bar{y}^{(2)} = G_4(\bar{x}^{(1)}, \bar{y}^{(1)}, \bar{x}^{(2)}, \bar{y}^{(2)})$. Кривые построены методом сканирования [20]. Точки пересечения этих графиков соответствуют корням системы уравнений (4.3) и являются неподвижными точками отображения (4.3). Центральная точка, соответствующая нетривиальной неподвижной точке (3.1), при $r + v > 1$ существует всегда. Другие шесть — это элементы 3-цикла системы (2.2), которые появляются после касательной бифуркации. Кроме того, на рисунках показаны бассейны притяжений устойчивых динамических режимов. Бассейнам устойчивой ненулевой неподвижной точки соответствуют области темных цветов (черный и темно-серый), а устойчивого 3-цикла — зоны белого и светло-серого цвета. Как видно, элементы неустойчивого 3-цикла лежат на границах бассейнов притяжения, а устойчивого 3-цикла — в глубине областей, соответствующих его бассейну притяжения. На рисунке 2а показана ситуация, наблюдаемая сразу после рождения трех пар элементов 3-циклов (седло-узел), когда каждая пара состоит из устойчивого и неустойчивого элементов. Рисунки 2 б, с, d иллюстрируют эволюцию бассейнов притяжения наблюдаемых динамических режимов после касательной бифуркации.

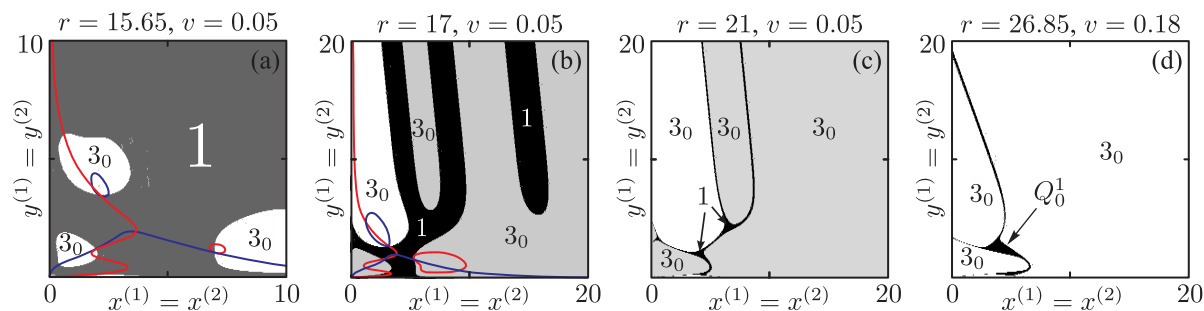


Рис. 2. Бассейны притяжения ненулевой неподвижной точки и 3-цикла системы (2.2) для $x^{(1)} = x^{(2)} \geq 0$, $y^{(1)} = y^{(2)} \geq 0$, $b = 0.5$, $s = 0.5$ и любого $0 \leq m \leq 1$; (a) и (b) дополнены стационарными решениями системы (4.3), найденными графически.

Как было сказано выше, при $b = 0.5 < \underline{b}_m$ потеря устойчивости нетривиальной неподвижной точки и последующий переход к хаосу происходит через образование предельной инвариантной кривой, то есть по сценарию Неймарка–Сакера. На рисунке 2d изображены бассейны притяжения инвариантной кривой (обозначен как Q_0^1) и 3-цикла после потери устойчивости ненулевой неподвижной точки. Исходя из специфики рассматриваемой части фазового пространства $S_1: \{x^{(1)} = x^{(2)} \geq 0, y^{(1)} = y^{(2)} \geq 0\}$ 3-цикл или квазипериодическая динамика Q_0^1 , реализуемая в первой части метапопуляции, будет синхронна аналогичному режиму во второй части метапопуляции, что показано в виде нижнего индекса 0 (разница фаз равна нулю). С учетом диссипативного характера связи формирование данных полностью синхронных режимов не зависит от коэффициента миграции, а определяется лишь начальной численностью.

Необходимо отметить, что особенности динамического поведения системы (2.2) при $x^{(1)} = x^{(2)} \geq 0$ и $y^{(1)} = y^{(2)} \geq 0$, проявляющиеся в одновременном существовании нескольких режимов, также наблюдаются в модели (2.1). Более того, построенные бассейны притяжения динамических режимов модели (2.2) (рис. 2) идентичны бассейнам притяжения системы (2.1).

Следующая рассматриваемая часть фазового пространства исследуемой системы (2.2) — полуплоскость $S_2: \{x^{(1)} = y^{(1)}(1 - v)/s \geq 0, x^{(2)} = y^{(2)}(1 - v)/s \geq 0\}$. В центре рисунка 3 изображены бассейны притяжения динамических режимов, полученные из начальных условий, принадлежащих S_2 . Вокруг биссектрисы полуплоскости S_2 располагаются двумерные области притяжения полностью синхронных режимов динамики между соседними локальными популяциями, которые в данном случае реализуются в месте пересечения S_1 и S_2 .

На рисунке 3 также приведены примеры временных реализаций системы (2.2), которые демонстрируют режимы с фазовой и амплитудной мультистабильностью. В отличие от предыдущего случая здесь возможно несколько видов цикла длины 3, механизмы появления которых требуют дополнительных исследований. Кроме уже упомянутого синхронного 3-цикла, обозначенного как 3_0 , отмечается два вида несинхронных циклов длины 3, отличающихся фазой, — это 3_1 , 3_2 с захватом частоты и амплитуды (нижний индекс равен разности фаз). Также отмечено множество циклов, в которых общим является только период 3 — $\tilde{3}_1$, $\tilde{3}_2$, $\tilde{3}_3$, и т. д. Цифрой 1 на рисунке 3 отмечен бассейн притяжения нетривиальной неподвижной точки (3.1).

Надо отметить, что указанные несинхронные режимы реализуются лишь в окрестности полуплоскости S_2 , которая выбрана для удобства исследования и представляет собой

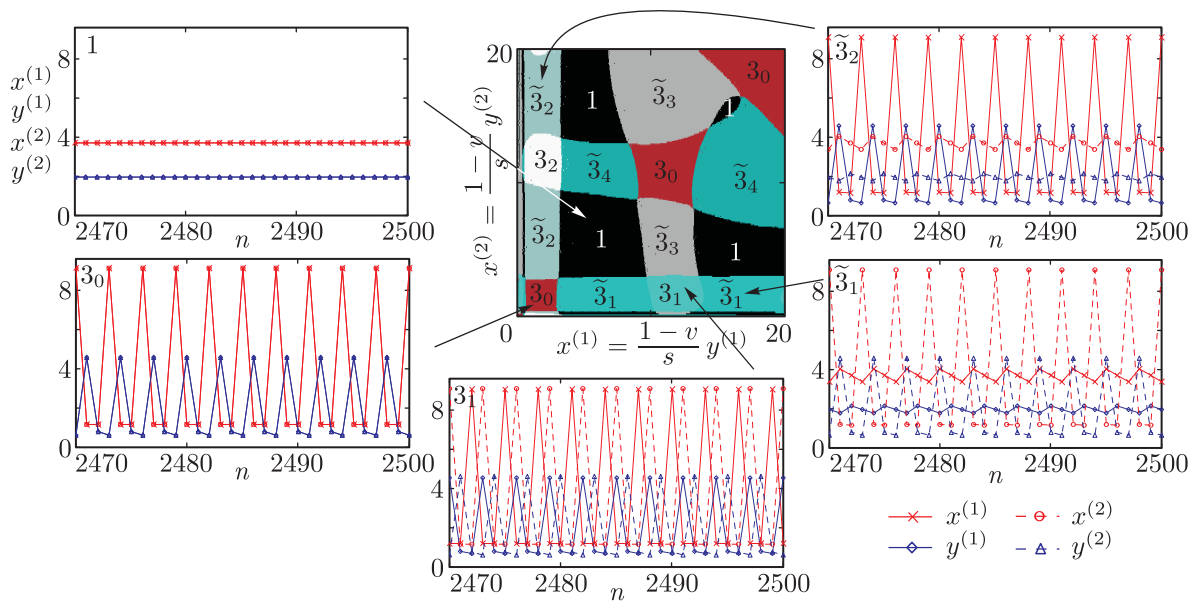


Рис. 3. Бассейн притяжения 1- и 3-цикла и возможная динамика численности при $b = 0.5$, $r = 17$, $v = 0.05$, $s = 0.5$ и $m = 0.2$ в подпространстве S_2 .

множество начальных точек синхронных и несинхронных траекторий системы (2.2). Эти траектории строго не принадлежат S_2 .

Рисунок 4 демонстрирует другие возможные бассейны притяжения режимов, полученных из S_2 при вариации репродуктивного потенциала r . Можно заметить, что в разных частях параметрического пространства преобладают различные виды 3-цикла. Соответственно, сразу после бифуркации касания и появления 3-цикла, когда бассейн 1-цикла достаточно широк, возможны все перечисленные виды 3-цикла (рис. 4а). Ближе к линии бифуркации Неймарка – Сакера, ограничивающей область устойчивости нетривиальной неподвижной точки, среди 3-циклов остаются лишь полностью синхронный цикл и цикл длины 3 с захватом частоты и амплитуды (рис. 4б), а бассейн 1-цикла сжимается до точки. Непосредственно после этой бифуркации остаются циклы длины 3 без захвата амплитуды (рис. 4с) и возникают области квазипериодической динамики, как синхронной Q_0^1 , которая реализуется строго на полуплоскости S_1 , так и несинхронной Q^1 . Впоследствии с ростом репродуктивного потенциала бассейн притяжения Q^1 полностью заполняет S_2 . На рисунке 4д

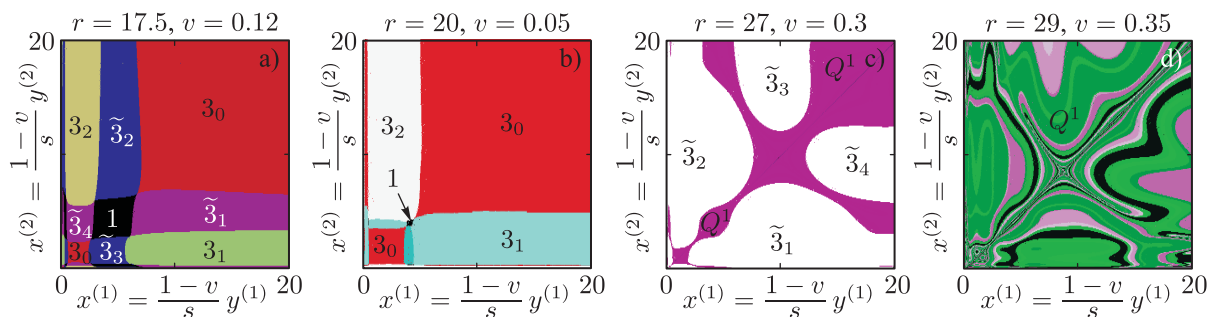


Рис. 4. Бассейны притяжения 1-, 3-цикла и квазипериодическая динамика при $b = 0.5$, $s = 0.5$, $m = 0.2$.

области одного цвета, имеющие сложную форму, показывают начальные условия, приводящие к формированию предельных инвариантных кривых с близкими фазами колебаний.

Следует отметить, что такая зависимость динамических режимов от начальных условий хорошо известна в нелинейной динамике [21, 22] и называется мультистабильностью. Применительно к описанию динамики реальных популяций животных данное явление может проявляться следующим образом: 1) в рамках локальной популяции происходит смена наблюдаемого динамического режима (например, вследствие влияния модифицирующих факторов) или же 2) две популяции одного и того же вида, обитающие в схожих условиях, демонстрируют различную динамику. В частности, в популяциях лемминга (*Lemmus lemmus*) [23, 24] и красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus*) [25] отмечается исчезновение циклов, что является примером смены динамических режимов. Второй вариант проявлений проиллюстрирован в работах [7, 8], где показано, что у двух идентичных лабораторных невзаимодействующих популяций мучного хрущака (*Tribolium castaneum*) могут наблюдаться противофазные периодические режимы [7, 8].

Прежде чем перейти к обсуждению результатов, полученных с использованием карт динамических режимов, следует упомянуть о методике, которая была использована при построении бассейнов притяжения. Для выделения в фазовом пространстве областей притяжения того или иного аттрактора, по аналогии с методикой, предложенной в работах [10, 12], предлагается оценивать близость динамик каждой динамической переменной системы (2.2) (численность каждого возрастного класса на разных территориях) в зависимости от их начальных значений фазовых переменных (начальной численности). Такая оценка, по сути, является мерой синхронизации, в качестве которой использовались канберровы расстояния [26]:

$$\begin{aligned}\kappa_1(x_0^{(1)}, y_0^{(1)}, x_0^{(2)}, y_0^{(2)}) &= \frac{1}{N - N_0} \sum_{i=N_0}^N \frac{|x_i^{(1)} - y_i^{(1)}|}{x_i^{(1)} + y_i^{(1)}}, \\ \kappa_2(x_0^{(1)}, y_0^{(1)}, x_0^{(2)}, y_0^{(2)}) &= \frac{1}{N - N_0} \sum_{i=N_0}^N \frac{|x_i^{(1)} - x_i^{(2)}|}{x_i^{(1)} + x_i^{(2)}}.\end{aligned}\tag{4.4}$$

Величины (4.4) вычисляются для последних $N - N_0$ точек на аттракторе, изменяются от 0 до 1. Функции (4.4) принимают нулевые значения, если соответствующие переменные равны или их динамика полностью синхронна (с захватом частоты, фазы и амплитуды). Результат визуализации величин (4.4) в зависимости от начальной точки итерирования $\mathbf{X}_0 = (x_0^{(1)}, y_0^{(1)}, x_0^{(2)}, y_0^{(2)})$ показан на рисунках, демонстрирующих бассейны притяжения. Для их точной идентификации дополнительно с величинами (4.4) были вычислены период и фаза колебаний. Величина κ_1 определяет различия динамики внутри локальной популяции, в том числе отделяет друг от друга бассейны 1-, 3-циклов и квазипериодической динамики Q_0^1 и Q^1 . Величина κ_2 позволяет отделить области притяжения мультистабильных режимов между локальными популяциями. Очевидно, что на полуплоскости S_1 величина κ_2 строго равна нулю повсюду, а на S_2 имеем $\kappa_2 \geq 0$. Построив достаточно большое число таких бассейнов, было установлено, что для 3-цикла и Q_0^1 показатель κ_1 будет много больше, чем тот же показатель, вычисленный для 1-цикла, или для Q^1 , или для других режимов, полученных в результате, например, бифуркации удвоения периода. Следует отметить, что это свойство выполняется для S_1 и S_2 , а разномасштабность колебаний $x_i^{(1)}$ и $y_i^{(1)}$ в локальной популяции (примерно двукратная) не оказывает особого влияния на идентификацию бассейнов.

5. Динамические режимы

Используя величины (4.4), можно построить эскиз карты динамических режимов. Для этого, во-первых, необходимо зафиксировать начальную точку \mathbf{X}_0 на одной из выделенных полуплоскостей S_1 или S_2 . Во-вторых, выбрать ее таким образом, чтобы через серию итераций решение системы (2.2) обязательно приводило к тому, чтобы величина κ_1 достигала максимального значения $\kappa_1 = \max_{\mathbf{X}_0 \in S_i} (\kappa_1(\mathbf{X}_0))$ или минимального значения $\kappa_1 = \min_{\mathbf{X}_0 \in S_i} (\kappa_1(\mathbf{X}_0))$ ($i = 1, 2$). В результате получается четыре карты динамических режимов, построенных для четырех различных начальных условий.

На рисунках 5, 7, 8 и 10 представлены полученные по данной методике области существования устойчивых режимов на параметрической плоскости (r, v) при фиксированном значении m и различных значениях параметра b ($b = 0.5$, $b = 0.99$, $b = 1.01$ и $b = 20$). Этим значениям соответствует принципиально иное расположение бифуркационных линий (3.2) и различные сценарии потери устойчивости. На рисунках отмечены циклы конечной длины, квазипериодической и хаотической динамики, однако такие явления, как окна периодичности или система языков Арнольда, не приводятся. Для удобства восприятия на рисунке 5а объединены области существования режимов с полностью синхронной динамикой (на S_1), приводящих к максимуму (показанные цветом¹) и минимуму (показанные оттенками серого) κ_1 , а на рисунке 5b объединены области существования несинхронных режимов (на S_2), также приводящие к максимуму и минимуму κ_1 .

При $0 \leq b \leq b_m$ ($b_m \rightarrow 3/4$ при $m \rightarrow 0$) бифуркационными линиями являются границы NS и NS_m , поэтому, как уже было сказано, потеря устойчивости идет только через образование предельной инвариантной кривой. В первом случае (рис. 5а) на полуплоскости S_1 система (2.2) эквивалентна двум идентичным несвязанным системам рекуррентных уравнений (2.1), которые будут иметь аналогичные бифуркационные линии, характер динамических режимов, «бистабильность» и устройство фазового пространства, а также аналогичные бассейны притяжения. Следовательно, вид данной карты не зависит от значений коэффициента миграции m . Во втором случае (рис. 5b), на полуплоскости S_2 , рост значений m отодвигает линию NS_m от NS в глубь области устойчивости. То же относится

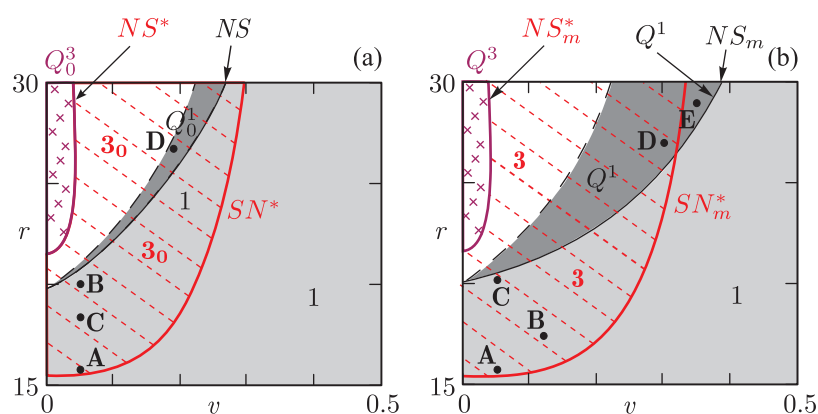


Рис. 5. Карты динамических режимов при $b = 0.5$, $s = 0.5$, $m = 0.2$: (а) при начальных условиях, принадлежащих S_1 ; (б) при начальных условиях, принадлежащих S_2 .

¹Для читателя печатной версии: здесь и далее полноцветные версии рисунков см. в эл. версии статьи — http://nd.ics.org.ru/archive_nd/tom-10-4/

к линиям SN^* и SN_m^* , на которых происходит касательная бифуркация, рождается или разрушается 3-цикл. На линиях NS^* и NS_m^* реализуется бифуркация Неймарка – Сакера для этого 3-цикла: формируются три замкнутые кривые вокруг каждого элемента 3-цикла.

Области существования 1-цикла, или области устойчивости, и области существования режимов после бифуркации 1-цикла показаны на рисунке 5 сплошной заливкой (оттенками серого), а области 3-цикла и режимов, возникающих после потери устойчивости 3-цикла, показаны в виде штриховки и крестиков (красный и розовый цвет) соответственно. Линии SN^* , SN_m^* , NS^* и NS_m^* , на которых происходят бифуркации 3-цикла, получены численно.

Цифрами на рисунке 5 показаны длины зафиксированных устойчивых циклов: 3_0 — только синхронный 3-цикл, 3 — все возможные из перечисленных ранее видов 3-цикла, в том числе и несинхронные. Буквами Q_0^1 , Q^1 и Q_0^3 , Q^3 обозначены синхронные (на что указывает нижний индекс 0) и несинхронные между локальными популяциями квазипериодические колебания, образующиеся вокруг 1- и 3-циклов (верхний индекс 1 и 3). Несинхронные режимы в системе (2.2) возможны в более широкой параметрической области (рис. 5b). На рисунке 5 левая граница области существования циклов Q_0^1 и Q^1 представлена пунктирной линией, так как при ее пересечении площадь бассейнов притяжения квазипериодических режимов стремится к нулю (рис. 2d). Алгоритм определения длины цикла за этой линией не отличает Q_0^1 или Q^1 от ненулевой неподвижной точки, а бассейн притяжения 3-цикла заполняет почти всю фазовую плоскость. Поэтому на карте динамических режимов эта линия изображена довольно условно, а за ней показан лишь 3-цикл. Предельные инвариантные кривые Q_0^3 и Q^3 , которые рождаются в результате бифуркации Неймарка – Сакера, оказываются возможны в достаточно узкой части параметрической плоскости, но при этом там существуют лишь они. Более полное представление о структуре фазового пространства позволяют получить бассейны притяжения на рисунках 2a, b, c, d, соответствующие точкам **A**, **B**, **C** и **D** на карте (рис. 5a). Аналогично, бассейн, приведенный на рисунке 3, построен в точке **A** рисунка 5b, бассейны рисунков 4 a, b, c, d — в точках **B**, **C**, **D** и **E** рисунка 5b соответственно.

На рисунке 6 приведены примеры проекций сечений предельных множеств Q^1 и Q^3 , которые получены из начальных условий, принадлежащих S_2 . Аттракторы Q_0^1 и Q_0^3 , которые строго лежат на S_1 , имеют схожий вид, однако являются более «плоскими» и в пространствах $(x^{(1)}, x^{(2)})$ и $(y^{(1)}, y^{(2)})$ представляют собой множество точек на отрезке их биссектрис.

В интервале $\underline{b}_m < b < \overline{b}_m$ ($\underline{b}_m \rightarrow 3/4$, $\overline{b}_m \rightarrow 1$, при $m \rightarrow 0$), когда потеря устойчивости может идти по двум сценариям — Фейгенбаума или Неймарка – Сакера, к бифуркационной линии NS и NS_m добавляется еще и линия PD , но не PD_m (рис. 7). На рисунке 7a показаны области существования устойчивых синхронных циклов, построенные на S_1 для максимума κ_1 (цветные области) и минимума κ_1 (оттенки серого); аналогичные области существования несинхронных циклов для максимума и минимума κ_1 на S_2 представлены на рисунке 7b.

Как видно, в пространстве S_1 возможны следующие асимптотические режимы: при пересечении линии NS формируется предельная инвариантная кривая Q_0^1 ; при переходе через бифуркационную границу PD^{-1} рождается синхронный цикл периода 2 (2_0); выше линии SN^* последовательно возникают полностью синхронные циклы периодов $3 \cdot 2^k$ ($k = 0, 1, 2, \dots$). Естественно, выявить удастся только некоторые (3_0 и 6_0). При дальнейшем переходе через «линию накопления» динамика популяций становится синхронно хаотической. На рисунках такая динамика обозначена C_0^3 . Следует отметить, что в данном диапазоне значений параметра b потеря устойчивости 3-цикла по сценарию Неймарка – Сакера оказывается невозможной.

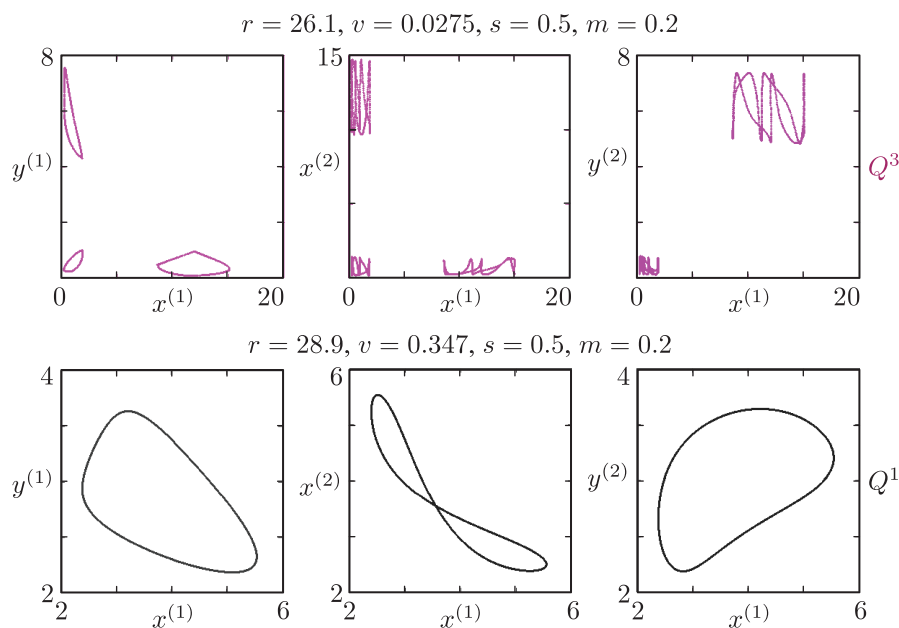


Рис. 6. Аттракторы, возникающие в системе (2.2): Q^3 — вокруг элементов 3-цикла, Q^1 — вокруг ненулевой неподвижной точки.

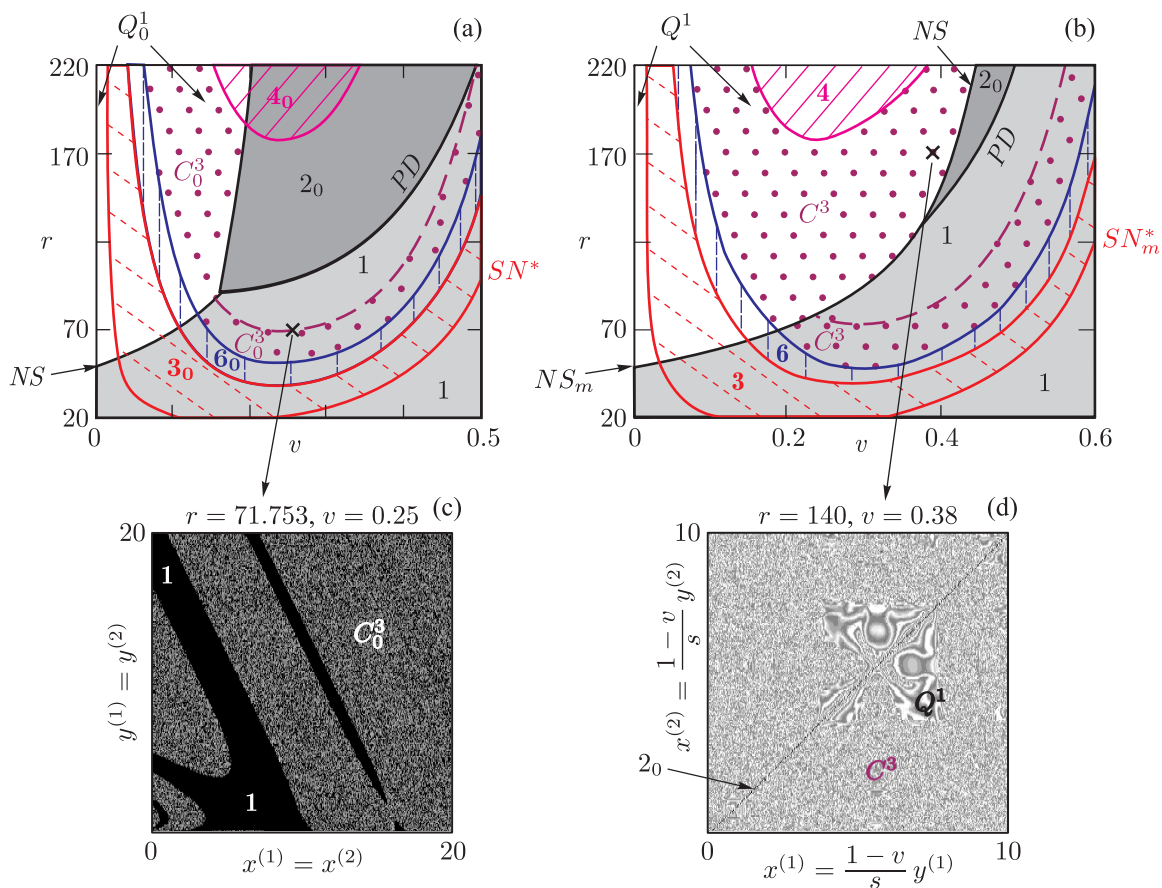


Рис. 7. Карты динамических режимов при $b = 0.99, s = 0.5, m = 0.2$: (а) при начальных условиях, принадлежащих S_1 ; (б) при начальных условиях, принадлежащих S_2 ; (с), (д) бассейны притяжения.

Механизмы потери устойчивости на S_2 аналогичны таковым на S_1 . Однако бифуркационные линии значительно отодвигаются в область устойчивости ненулевой неподвижной точки. Диапазон значений параметров, при которых возможны несинхронные циклы периодов $3 \cdot 2^k$ ($k = 0, 1, 2, \dots$), становится намного шире. Интересно, что несинхронные циклы, возникающие вследствие потери устойчивости 1-цикла, появляются существенно позже, чем в случае, когда $0 < b \leq \bar{b}_m$. Более того, складывается впечатление, что линия NS является границей, переход через которую приводит к рождению таких несинхронных циклов. Так, выше линии PD , приведенной на рисунке 7b, формируется лишь синхронный 2_0 -цикл, независимо от того, что начальная точка принадлежит S_2 , и лишь при переходе через NS возможны несинхронные режимы, среди которых выделяются несинхронная хаотическая динамика C^3 и квазипериодическая динамика Q^1 , несинхронный 4-цикл и многочисленные циклы в «окнах периодичности», не показанные на карте. На рисунке 7d представлен бассейн притяжения некоторых из этих режимов, устойчивых левее линии NS , где, правда, невозможно отличить области притяжения C^3 от бассейнов Q^1 . Вместе с тем, на рисунке 7d отмечен синхронный цикл длины 2 (2_0), который, как несложно проверить, устойчив лишь на биссектрисе плоскости $(x^{(1)}, x^{(2)})$, являющейся инвариантным подпространством полуплоскости S_1 .

Отметим, что на полуплоскостях S_1 и S_2 в области одновременного существования циклов с кратными трем длинами и устойчивой неподвижной точки нет четкой границы между областью нерегулярной динамики C^3 , возникающей вследствие бифуркаций 3-цикла по сценарию Фейгенбаума, и циклом длины 1. В этом случае бассейн притяжения хаотического аттрактора, сохраняя свою площадь, сильно фрагментируется. На рисунке 7с показан бассейн притяжения, построенный для значений параметров с условной границы, отделяющей неподвижную точку от области C^3 . Здесь каждая белая точка соответствует области притяжения несинхронного хаотического аттрактора C^3 . При пересечении условной границы размер этих точек стремительно уменьшается, а их количество увеличивается. Соответственно, получить данный режим численно невозможно, поэтому на рисунках 7а и 7b данная граница показана пунктиром. Аналогичная граница также отмечена на рисунке 5 как область существования Q_0^1 и Q^1 .

Интересно, что на отмеченных полуплоскостях в разных областях параметрического пространства возникают синхронный и несинхронный циклы длины 4, которые не являются удвоениями периода 2-цикла. По всей видимости, 4-цикл появляется в результате касательной бифуркации, аналогичной бифуркации, приводящей к рождению цикла длины 3. При $b \geq \bar{b}_m$ данный 4-цикл может быть только синхронным, независимо от того, какой полуплоскости принадлежит начальная точка (рис. 8).

На рисунке 8 показаны области существования устойчивых полностью синхронных циклов, реализуемых на S_1 (рис. 8а), и режимов, полученных из начальной точки, принадлежащей S_2 (рис. 8b) при $b \geq \bar{b}_m$. Как и в предыдущих случаях, данные карты состоят из двух слоев: нижнего (заливка оттенками серого), построенного для минимума κ_1 , и верхнего (цветная штриховка и точки), соответствующего максимуму κ_1 . Потеря устойчивости как нетривиальной неподвижной точки, так и 3-цикла может происходить только через каскад удвоения периода.

При $b \geq \bar{b}_m$, в отличие от предыдущих случаев, в системе (2.2) преобладает полностью синхронный цикл длины 2, и миграционная связь не модифицирует границу области устойчивости неподвижной точки. Следует отметить, что траектории системы (2.2) из начальных условий, принадлежащих S_2 , в пределе демонстрируют либо несинхронные циклы длины $3 \cdot 2^k$ ($k = 0, 1, 2, \dots$), либо полностью синхронный 2-цикл. Область нерегулярной

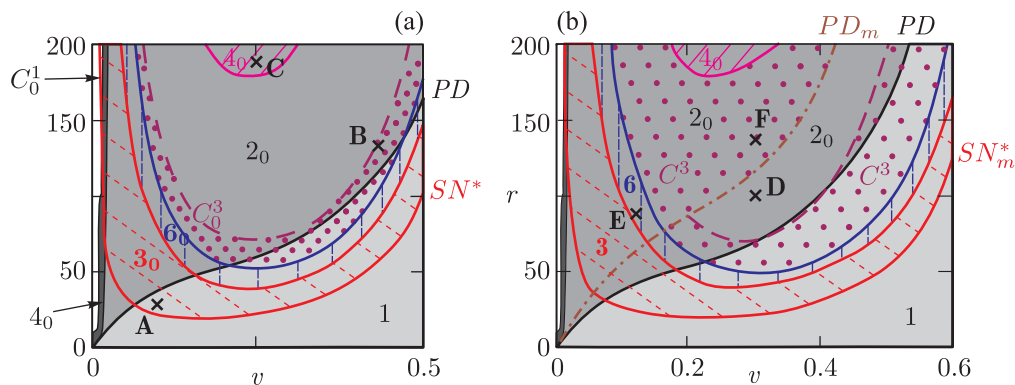


Рис. 8. Карты динамических режимов при $b = 1.01 \geq \bar{b}_m$, $s = 0.5$, $m = 0.2$: (a) при начальных условиях, принадлежащих S_1 ; (b) при начальных условиях, принадлежащих S_2 .

динамики C^3_0 , следующей за каскадом удвоения периода 3, имеет нечеткую границу, за которой бассейн притяжения хаотического аттрактора имеет дробную структуру. На рисунке 9b показаны бассейны притяжения, построенные для значений параметров вблизи условной границы. Переход через нее приводит к тому, что бассейн притяжения синхронного 2-цикла заполняет почти всю положительную часть фазового пространства (рис. 8b).

Аналогичная условная граница существует и для несинхронного хаотического аттрактора C^3 (рис. 8b): при переходе через нее наблюдается сосуществование несинхронного хаотического аттрактора и синхронного цикла длины 2, однако внутри области C^3 имеется разрыв, где возможны только синхронные колебания с периодом 2. Пример бассейнов таких режимов представлен на рисунке 9f. Следует отметить, что между условной границей и PD_m , помимо синхронного 2-цикла, появляются «окна периодичности» несинхронных режимов, бассейны которых показаны на рисунке 9d. Эти режимы — циклы разных периодов без захвата амплитуды. Они, по всей видимости, являются окнами периодичности «пропавшей» в этой области хаотической динамики, так как четко прослеживаются левее линии PD_m . Точкам A, B, C (S_1) и D, E, F (S_2) рисунка 8 соответствуют бассейны притяжения на рисунках 9a, 9b, 9c, 9d, 9e, 9f.

Отдельно выделяется случай при $b \gg \bar{b}_m$, когда область устойчивости нетривиальной неподвижной точки сильно уменьшается в размере (рис. 10a). Такие большие значения параметра b соответствуют максимальному вкладу в плотностное лимитирование процесса рождаемости младшим возрастным классом. Здесь первая бифуркация — это всегда удвоение периода и появление несинхронного 2-цикла. По мере роста репродуктивного потенциала r в системе (2.2) синхронный 2-цикл также становится устойчивым и имеет очень «узкий» бассейн притяжения, состоящий из одной области (рис. 10b). При пересечении линии PD его бассейн притяжения разбивается на две, а впоследствии и большее количество частей (рис. 10b). В этом случае цикл длины 3 не наблюдается.

Таким образом, при небольшом вкладе младшего класса в плотностное лимитирование рождаемости (или соразмерном с влиянием старшего класса), то есть при $b \leq \bar{b}_m$, отмечена жесткая зависимость вида бифуркационных границ и сценариев потери устойчивости от начальных значений численности каждой возрастной группы на сопредельных территориях. Так, области притяжения полностью синхронных режимов, наблюдаемых на полуплоскости S_1 , занимают меньшую часть фазового пространства, чем бассейны несинхронных режимов, формируемые на S_2 , за счет чего область устойчивости значительно сужается.

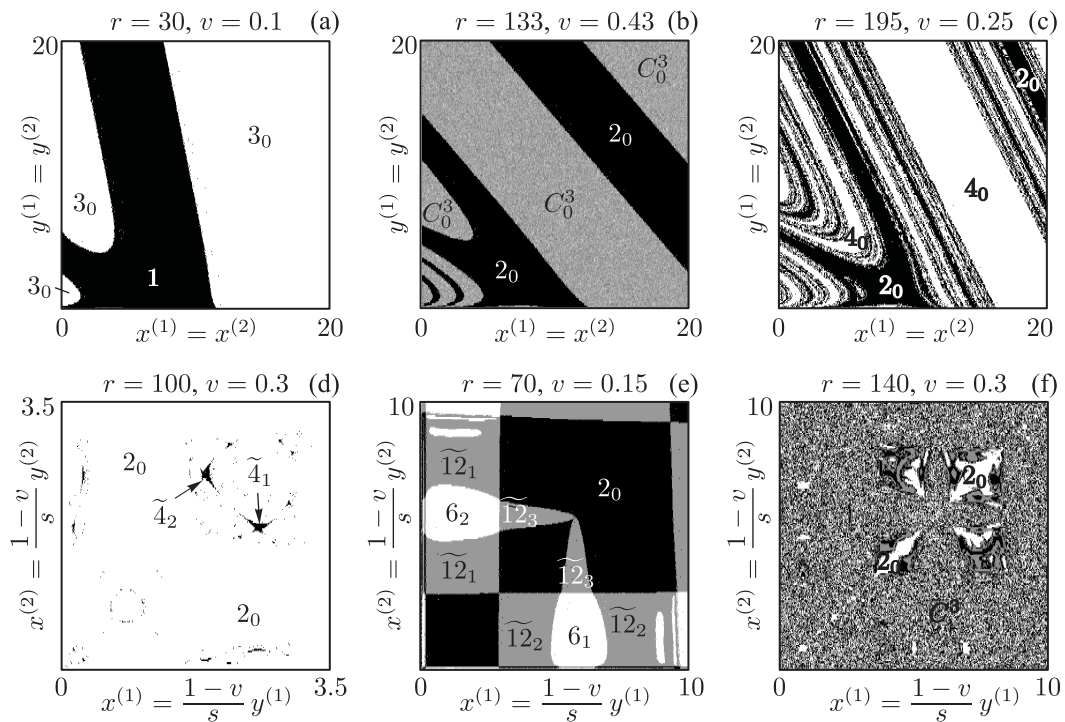


Рис. 9. Бассейны притяжения некоторых динамических режимов системы (2.2) при $b = 1.01 \geq \bar{b}_m$, $s = 0.5$, $m = 0.2$.

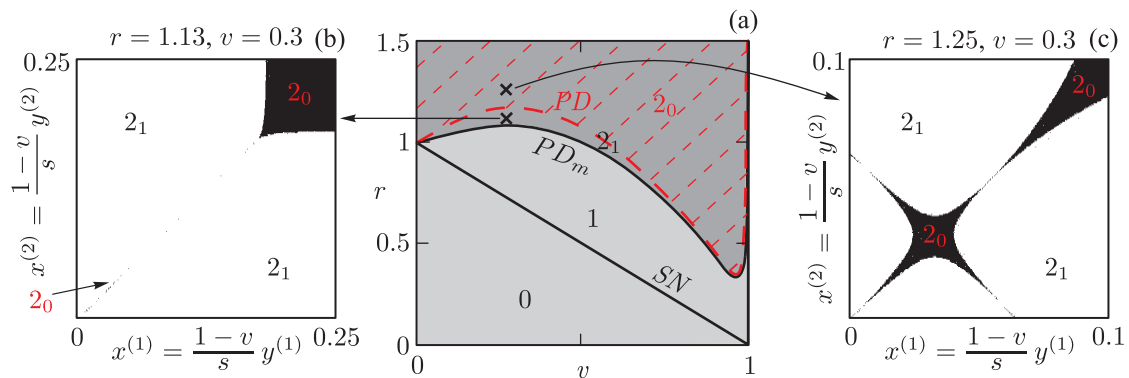


Рис. 10. (а) Карта динамических режимов при $b = 20 \gg \bar{b}_m$, $s = 0.5$, $m = 0.2$; (б), (с) — бассейны притяжения при $b = 20 \gg \bar{b}_m$, $s = 0.5$, $m = 0.2$.

Следует отметить, что область устойчивости имеет наибольшую площадь при $\bar{b}_m < b < \bar{b}_m$. В этом диапазоне значений параметра b наблюдается самый богатый спектр возможных мультистабильных режимов динамики численности метапопуляции.

При $b \geq \bar{b}_m$, когда вклад младшего возрастного класса в процесс лимитирования рождаемости превосходит влияние старшего, возникает двойственная ситуация. С одной стороны, при небольших значениях параметра b (немного превышающих единицу) сохраняется мультистабильность, связанная с рождением цикла длины 3. С другой — при больших значениях b потеря устойчивости нетривиальной неподвижной точки приводит лишь к одному режиму (синхронному или нет), и лишь с некоторым изменением популяционных параметров появляется бассейн с противоположным режимом синхронизации (при большом b).

Интересно, что во всех случаях (при любых b) миграционная связь между локальными популяциями сужает область устойчивости или, по крайней мере, не расширяет ее.

Когда вклад, вносимый старшим возрастным классом в плотностное лимитирование рождаемости, становится пренебрежимо мал, при $b \gg \bar{b}_m$, тогда, помимо значительного уменьшения области устойчивости, метапопуляция становится «очень бедной» на динамические режимы. Нет 3-цикла, а потеря устойчивости — это удвоение периода и рождение противофазного 2-цикла.

6. Выводы

В работе показано, что в модели популяции с простой возрастной структурой, помимо единственной нетривиальной неподвижной точки с положительными координатами, возможно существование устойчивого цикла длины 3, возникающего в результате касательной бифуркации. Область значений параметров модели, при которых существует устойчивый 3-цикл, пересекается с областью существования и устойчивости ненулевой неподвижной точки. Таким образом, оба эти режима возможны одновременно и реализуются в зависимости от начальных значений численности. Это приводит к тому, что динамика системы двух популяций, связанных миграциями, приобретает сложный мультистабильный характер. Оказалось, что, несмотря на симметричную миграционную связь и идентичные популяционные параметры, на сопредельных территориях возможно формирование циклов не только с разными периодами и фазами колебаний, но и с различными амплитудами.

Далее в работе предложен показатель степени синхронизации динамики как возрастных групп локальной популяции, так и взаимосвязанных популяций. Используя этот показатель, удалось построить бассейны притяжения некоторых типичных аттракторов, а также выделить области их существования в параметрическом пространстве.

Рассмотрены сценарии потери устойчивости как нетривиальной неподвижной точки, так и 3-цикла. Установлено, что они отличаются для синхронных и несинхронных режимов и существенно зависят от вклада младшего класса в плотностное лимитирование рождаемости. Выделено два принципиально разных подпространства фазового пространства (полуплоскости), соответствующие синхронной и несинхронной динамике. Показано, что такие режимы имеют различные области устойчивости, между которыми в зависимости от выбора начальной численности популяций происходит своего рода «переключение» границ устойчивости. Такое «переключение» выражается изменениями как размеров, так и размерностей областей притяжения.

Список литературы

- [1] Фрисман Е. Я. Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности популяций с возрастной структурой // Докл. РАН, 1994, т. 338, № 2, с. 282–286.
- [2] Фрисман Е. Я., Неверова Г. П., Ревуцкая О. Л., Кулаков М. П. Режимы динамики модели двухвозрастной популяции // ПНД, 2010, т. 18, № 2, с. 111–130.
- [3] Фрисман Е. Я., Ревуцкая О. Л., Неверова Г. П. Сложные режимы динамики численности популяции с возрастной и половой структурой // Докл. РАН, 2010, т. 431, № 6, с. 844–848.
- [4] Frisman E. Ya., Neverova G. P., Revutskaya O. L. Complex dynamics of the population with a simple age structure // Ecol. Modell., 2011, vol. 222, pp. 1943–1950.
- [5] Castro M. L., Silva J. A. L., Justo D. A. R. Stability in an age-structured metapopulation model // J. Math. Biol., 2006, vol. 52, pp. 183–208.

- [6] Caswell H. Matrix population models: Construction, analysis, and interpretation. 2nd ed. Sunderland, Mass.: Sinauer Ass., 2001. 328 pp.
- [7] Costantino R. F., Cushing J. M., Dennis B., Desharnais R. A. Experimentally induced transitions in the dynamic behavior of insect populations // *Nature*, 1995, vol. 375, pp. 227–230.
- [8] Henson S. M., Cushing J. M., Costantino R. F., Dennis B., Desharnais R. A. Phase switching in population cycles // *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B Biol. Sci.*, 1998, vol. 265, no. 1411, pp. 2229–2234.
- [9] Ecology, genetics and evolution of metapopulations / I. Hanski, O. E. Gaggiotti (Eds.). London: Acad. Press, 2004. 696 pp.
- [10] Фрисман Е. Я., Кулаков М. П. Синхронизация 2-циклов в системе симметрично связанных популяций, запас–пополнение в которых описывается функцией Рикера // *ПНД*, 2010, т. 18, № 6, с. 25–41.
- [11] Кулаков М. П., Ревуцкая О. Л. Применение метапопуляционного подхода к анализу пространственно-временной динамики промысловых животных (на примере популяций кабана и изюбря) // *Региональные проблемы*, 2011, т. 14, № 2, с. 12–20.
- [12] Кулаков М. П., Аксенович Т. И., Фрисман Е. Я. Подходы к описанию пространственной динамики миграционно-связанных популяций: Анализ синхронизации циклов // *Региональные проблемы*, 2013, т. 16, № 1, с. 5–15.
- [13] Kaneko K. Clustering, coding, switching, hierarchical, ordering, and control in network of chaotic elements // *Phys. D*, 1990, vol. 41, no. 2, pp. 137–172.
- [14] Udawadia F. E., Raju N. Dynamics of coupled nonlinear maps and its application to ecological modeling // *Appl. Math. Comput.*, 1997, vol. 82, nos. 2–3, pp. 137–179.
- [15] Wysham D. B., Hastings A. Sudden shift ecological systems: Intermittency and transients in the coupled Riker population model // *Bull. Math. Biol.*, 2008, vol. 70, no. 4, pp. 1013–1031.
- [16] Logofet D. O., Ulanova N. G., Klochkova I. N., Demidova A. N. Structure and dynamics of a clonal plant population: Classical model results in a non-classic formulation // *Ecol. Modell.*, 2006, vol. 192, pp. 95–106.
- [17] Кузнецов А. П., Поздняков М. В., Седова Ю. В. Связанные универсальные отображения с бифуркацией Неймарка – Сакера // *Нелинейная динамика*, 2012, т. 8, № 3, с. 473–482.
- [18] Кузнецов С. П. Универсальность и подобие связанных систем Фейгенбаума // *Изв. вузов. Радиофизика*, 1985, т. 28, № 8, с. 991–1007.
- [19] Кузнецов А. П., Седова Ю. В. Бифуркации трехмерных и четырехмерных отображений: Универсальные свойства // *ПНД*, 2012, т. 20, № 5, с. 26–43.
- [20] Калиткин Н. Н. Численные методы. Москва: Наука, 1978. 501 с.
- [21] Кузнецов А. П., Савин А. В., Седова Ю. В., Тюрюкина Л. В. Бифуркации отображений. Саратов: ООО Издательский центр «Наука», 2012. 196 с.
- [22] Безручко Б. П., Прохоров М. Д., Селезнев Е. П. Виды колебаний, мультистабильность и бассейны притяжения аттракторов симметрично связанных систем с удвоением периода // *ПНД*, 2002, т. 10, № 4, с. 47–67.
- [23] Kausrud K. L., Mysterud A., Steen H., Vik J. O., Østbye E., Cazelles B., Framstad E., Eikeset A. M., Mysterud I., Solhøy T., and Stenseth N. C. Linking climate change to lemming cycles // *Nature*, 2008, vol. 456, pp. 93–97.
- [24] White T. C. R. What has stopped the cycles of sub-Arctic animal populations? Predators or food? // *Basic Appl. Ecol.*, 2011, vol. 12, pp. 481–487.
- [25] Henttonen H., Wallgre H. Rodent dynamics and communities in the birch forest zone of northern Fennoscandia // *Nordic Mountain Birch Ecosystems* / F. E. Wielgolaski (Ed.). (Man and biosphere series, vol. 27.) New York: Taylor & Francis, 2001. P. 262–278.
- [26] Lance G. N., Williams W. T. Mixed-data classificatory programs: 1. Agglomerative systems // *Aust. Comp. J.*, 1967, vol. 1, pp. 15–20.

Multistability in dynamic models of migration coupled populations with an age structure

Matvey P. Kulakov¹, Galina P. Neverova², Efim Ya. Frisman³

^{1,2,3}Institute for Complex Analysis of Regional Problems, Far Eastern Branch of RAS
Sholom-Aleikhem 4, Birobidzhan, 679016, Russia

¹k_matvey@mail.ru, ²galina.nev@gmail.com, ³frisman@mail.ru

This article researches model of two coupled an age structured populations. The model consists of two identical two-dimensional maps demonstrating the Neimark–Sacker and period-doubling bifurcations. The “bistability” of dynamic modes is found which is expressed in a co-existence the nontrivial fixed point and periodic points (stable 3-cycle). The mechanism of loss stability and formation of complex hierarchy for multistable states are investigated.

MSC 2010: 37G35

Keywords: metapopulation, multistability, maps, synchronization, basin of attraction

Received April 29, 2014, accepted October 23, 2014

Citation: *Rus. J. Nonlin. Dyn.*, 2014, vol. 10, no. 4, pp. 407–425 (Russian)